Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1983, Vol. 4, n° 4, p. 359-374.

Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au Sud de Paris

Jean-François Ponge
Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie générale - ER 204 CNRS,
4, avenue du Petit-Château, F 91800 Brunoy (France).

RÉSUMÉ

Un tableau de fréquences croisant 64 espèces de collemboles et 94 relevés provenant de divers humus forestiers du sud de la région parisienne a été analysé à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances de Benzecri. Comme résultat, il s'avère que les collemboles peuvent être utilisés comme indicateurs du type d'humus, les mulls acides se rapprochant cependant de la faune des mors et des moders. C'est donc essentiellement l'acidophilie qui classe les espèces par rapport aux types d'humus. L'hydromorphie peut également être caractérisée par un certain nombre d'espèces, différentes selon que l'on est en milieu acide ou non.

MOTS-CLÉS : *Collemboles - Espèces indicatrices - Type d'humus - Forêt.*

SUMMARY

A contingency table crossing 64 collembola species and 94 statements sampled from different forest humus of southern Parisian country has been analysed with the help of a Benzecri's factorial analysis of correspondences. As a result, it has been ascertained that the collembola are good humus type indicators, acid mulls being nervertheless close to moders and mors. Acidophily is the essential in order to classify the species with respect to humus type. Hydromorphy may be also characterized by some species which are not the same according as the middle is acid or not.

KEY-WORDS: *Collembola - Indicator species - Humus type - Forest.*

INTRODUCTION

GISIN, dans plusieurs articles consacrés à l'écologie, a insisté sur la valeur indicatrice des collemboles relativement aux facteurs édaphiques (GISIN, 1943, 1947, 1948, 1951). Le premier de ces articles met en évidence des espèces indicatrices de l'acidité des sols en milieu forestier. Dans un travail précédent réalisé en forêt de Sénart (PONGE, 1980), le type de sol était apparu comme étant l'un des principaux facteurs de variation de la composition spécifique. Une liste d'espèces indicatrices était donnée pour chacun des principaux types de sol.

Depuis ce travail de 1980, un grand nombre de relevés ont été effectués dans d'autres sites situés tous au sud de Paris, en forêt de Sénart (ARPIN *et al.*, à paraître), dans le Parc du Laboratoire d'Écologie générale (ARPIN *et al.*, 1980) et en forêt d'Orléans (PONGE & PRAT, 1982; POURSIN & PONGE, 1982; POURSIN & PONGE, à paraître). Il était donc utile de rassembler l'ensemble de ces relevés et de faire le

point sur la valeur indicatrice des collemboles, relativement au type d'humus (terme que l'on préférera au type de sol, relatif à des phénomènes se déroulant en profondeur).

Parallèlement à ces études, on peut signaler des résultats similaires concernant d'autres groupes zoologiques du sol : oribates (WAUTHY, 1981), nématodes (ARPIN, 1979).

MÉTHODOLOGIE

A. — *Établissement des relevés*

Le mode de prélèvement utilisé est très variable, puisqu'il s'agit du rassemblement de travaux différents, ayant chacun une problématique déterminée. Comme la stratification verticale des carottes prélevées n'a pas été toujours la même, certains prélèvements n'ayant d'ailleurs pas été stratifiés, il a été convenu de rassembler les divers niveaux. La composition spécifique a donc été étudiée sans tenir compte de la distribution verticale. De même, ont été éliminés tous les biotopes autres que le sol forestier proprement dit. Pour une vue d'ensemble sur les facteurs déterminant la composition spécifique des peuplements de collemboles (y compris la profondeur) on se référera au travail déjà cité (PONGE, 1980).

En annexe, figure la liste des stations prospectées avec leurs caractéristiques floristiques (selon la nomenclature de BOURNERIAS, 1979), pédologiques (selon la nomenclature de DUCHAUFOUR, 1977), le type d'humus et l'acidité.

En ce qui concerne le type d'humus, la nomenclature suivie est celle de DUCHAUFOUR (1977, 1980), avec toutefois deux catégories supplémentaires introduites ici, c'est-à-dire les mulls-moders (BRUN, 1978), qui correspondent à la catégorie appelée *mull-like moder* par KUBIENA (1953), et les dysmoders (BRUN, 1978), appelés précédemment mors actifs, mais que l'activité de la faune et la nature de la couche *H* (déjections animales) rattachent aux moders. La nomenclature des couches organiques (*L*, *F*, *H*) correspond à la classification de HESSELMANN (1926).

Le pH a été mesuré de façon variable selon les stations. Dans les stations 1 à 26, c'est une mesure colorimétrique (indicateur pH universel) qui a été utilisée, donnant des valeurs à une demi-unité près. Dans les autres stations, la mesure a été faite au 1/100 d'unité près à l'aide d'un appareil à électrode de verre. Dans tous les cas il s'agit du pH eau et non du pH KCl. Comme seule la valeur moyenne a été présentée, elle a été arrondie au 1/10 d'unité près. La mesure du pH a, dans tous les cas, été effectuée au niveau de l'horizon A_{11}, c'est-à-dire la partie supérieure de l'horizon A_1, la plus riche en matière organique. L'acidité mesurée au niveau de ce sous-horizon (au sens de BABEL, 1971) résulte conjointement du mode d'évolution de la matière organique et de la nature des éléments minéraux présents.

Le volume et le mode de prise des prélèvements de sol sont également variables. Dans les stations 1 à 26, le prélèvement a été réalisé à l'aide d'une pelle, à des niveaux différents (regroupés pour la présente analyse, voir ci-dessus). Le volume est approximativement de 1 l. Dans les stations 27 à 87 le prélèvement consiste en 3 carottages à l'aide d'une sonde cylindrique de 5 cm de diamètre, sur une hauteur d'environ 15 cm. Le volume total est d'environ 800 cm^3. Dans les stations 88 à 94, les prélèvements, de grand volume, ont été réalisés à l'aide d'un cylindre de 20 cm de diamètre, sur une hauteur de 10 cm, soit un volume de 3 l environ. Rappelons qu'il s'agit de travaux réalisés à des époques différentes et relatifs à des problématiques bien distinctes.

L'extraction de la faune a été réalisée dans des entonnoirs secs de type Berlese-Tullgren et les animaux ont été recueillis dans l'alcool à 95°. Le montage a été réalisé dans le chlorallactophénol et les animaux ont été déterminés un par un au microscope à contraste de phase. Chaque prélèvement fait donc l'objet d'un relevé comprenant une liste d'espèces, chacune étant représentée par sa densité absolue de population. L'échantillon dont la structure est étudiée est donc formé d'un ensemble de 94 relevés comprenant 64 espèces ou groupes d'espèces. Les espèces présentes dans moins de 5 prélèvements ont été supprimées au moment de l'analyse, pour éviter de tirer des conclusions trop hasardeuses relativement à leur écologie.

Un certain nombre de stations présentent des types d'humus plus ou moins influencés par l'hydromorphie. Celle-ci a une importance particulièrement grande en forêt de Sénart et en forêt d'Orléans.

Deux modalités peuvent se présenter, selon les caractéristiques de la roche mère. En zone argileuse à argiles gonflantes (comme par exemple au niveau des marnes vertes en forêt de Sénart) se forment des hydro-mulls fortement structurés par les lombrics (donc aérés). Ils sont souvent, dans les dix premiers centimètres, indistinguables des mulls non hydromorphes, avec une disparition rapide de la litière et une intense incorporation biologique. La seule différence morphologique est qu'ils reposent directement sur un gley. La décomposition de la matière organique y est bloquée, mais à un stade avancé de l'humidification (acides humiques gris (DUCHAUFOUR, 1977)). Ce processus est proche de ce que l'on observe dans les mulls calcaires, où c'est au stade de l'humine héritée qu'a lieu ce blocage (DUCHAUFOUR, 1977).

Dans le cas d'une roche mère sableuse ou limoneuse décalcifiée, surtout lorsqu'il existe déjà au départ des alternances de zones à granulométrie différente (comme c'est le cas dans les sables de Sologne (BRAUN-BLANQUET, 1967) sur lesquels repose la forêt d'Orléans, ou en forêt de Sénart (BACHELIER & COMBEAU, 1971)), apparaît une hydromorphie de nappe, temporaire la plupart du temps (pseudo-gleys), parfois permanente (stagno-gleys) (DUCHAUFOUR, 1977). L'évolution de la matière organique dans ces deux cas est tout à fait différente et dépend du niveau supérieur atteint par la nappe. Dans le cas des stagno-gleys (que l'on trouve dans les moliniaies), l'évolution de la matière organique est bloquée à un stade précoce : évolution tourbeuse. Dans le cas des pseudo-gleys, en général l'évolution de la matière organique dans les quinze premiers centimètres (qui concernent la faune) est peu affectée, seule la position des cations (Fe notamment) dans le profil sous-jacent est sous l'influence des mouvements de la nappe (DUCHAUFOUR, 1977). Mais, si la nappe atteint en période hivernale les premiers centimètres du sol, la répartition de la matière organique, et son évolution (notamment au niveau de la couche de déjections animales) peuvent être sérieusement affectées. Seul ce dernier type a été en fait répertorié comme pseudo-gley dans la présentation des stations (voir annexe). La présence de pseudo-gley dans les autres stations (pseudo-gleys plus profonds) n'a pas été mentionnée, car elle n'affecte pas le type d'humus (DUCHAUFOUR, 1977).

B. — *Utilisation de l'analyse des correspondances*

Cette méthode d'analyse multivariée a été spécialement mise au point pour traiter des tableaux de fréquences croisant deux ensembles (ici l'ensemble des relevés et l'ensemble des espèces) (LEBART *et al.*, 1979). Cette analyse étant maintenant largement utilisée en biocénotique et ayant fait l'objet de plusieurs publications de l'auteur de cet article (PONGE, 1973; GUILLE & PONGE, 1975; PONGE, 1980; PONGE & PRAT, 1982; POURSIN & PONGE, 1982), on se référera donc aux travaux cités ci-dessus pour l'interprétation des graphiques. Rappelons cependant que l'analyse des correspondances ne prend en compte que les profils des relevés (par conséquent il importe peu que les relevés soient riches ou pauvres), qu'un même relevé peut être répété autant de fois que l'on veut sans modifier le résultat final (l'échantillonnage n'a donc pas besoin d'être « balancé » entre les divers biotopes prospectés) et que cette méthode permet la représentation simultanée des espèces et des relevés dans le sous-espace formé par les facteurs interprétables (ici les 3 premiers). Espèces et relevés jouent le même rôle vis-à-vis des facteurs. Un type de milieu représenté par un groupe de relevés sera donc associé à un groupe d'espèces qui le caractérise. L'analyse ne permet pas de faire la distinction entre les espèces caractéristiques exclusives ou préférantes et les constantes remarquables au sens que donnent à ces expressions les botanistes (BOURNERIAS, 1979). L'expérience montrant que la distinction entre ces notions est fort sujette à caution, surtout lorsqu'il s'agit du sol, il sera fait référence à la notion d'*ensemble caractéristique* au sens de BOURNERIAS (1979). A l'intérieur de cet ensemble, les espèces seront dites *espèces typiques*. L'ensemble caractéristique est donc associé à un ensemble de relevés sur les graphiques de l'analyse factorielle, mais ceci n'est valable que pour les régions du nuage éloignées de l'origine des axes, car il est difficile pour les espèces placées dans la zone centrale de savoir s'il s'agit d'espèces ayant une écologie intermédiaire (mais sténotopes malgré tout), ou bien d'espèces à écologie large, recouvrant l'ensemble des biotopes prospectés (espèces eurytopes).

RÉSULTATS (fig. 1, tableaux I et II)

Un des buts de l'analyse des correspondances est de transformer un ensemble pléthorique de données quantitatives ininterprétables sans un effort de classement gigantesque en un petit nombre d'informations qualitatives aisément utilisables. Il

ne sera donc pas fait état dans l'examen des résultats de tout ce qui concerne les caractéristiques quantitatives des populations ou des peuplements (fréquence, abondance des espèces, diversité spécifique, ordinations diverses, etc.). Toutes ces études nécessitent une standardisation précise de l'échantillonnage, ce qui n'est pas le cas de la totalité du matériel étudié ici.

L'axe 1 (fig. 1) correspond en premier examen à un gradient allant des humus les plus acides aux humus neutres et alcalins. Cependant, il faut se garder d'imaginer une transition progressive du type *mor-dysmoder-moder-mull-moder-mull acide-mull mésotrophe-mull eutrophe-mull calcique-mull calcaire*. La réalité (du moins celle de

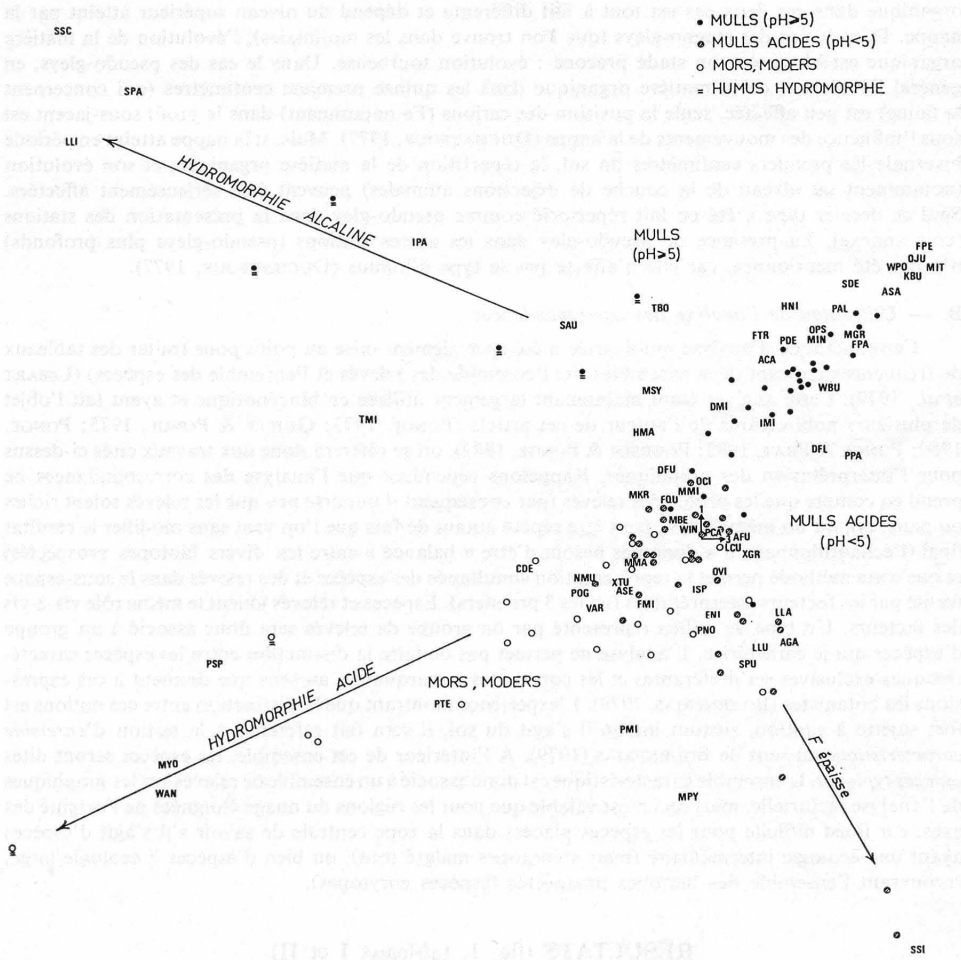

FIG. 1. — Analyse des correspondances. Représentation de 64 espèces de collemboles et 94 prélèvements de sol forestier dans le plan des axes 1 et 3.

l'échantillon étudié) n'est pas aussi limpide. Il apparaît le long de cet axe deux groupes distincts se chevauchant à peine : l'un groupe tous les mulls à pH $\geqslant 5$, qu'ils soient calcaires ou non, l'autre tous les humus acides, y compris les mulls à pH < 5. La valeur 5 du pH semble être une limite correspondant à un changement radical dans la composition spécifique. Il n'en reste pas moins vrai que les humus les plus proches de l'origine (mulls acides du côté acide, mulls mésotrophes du côté neutro-alcalin) ont une composition spécifique moins « typée » que les humus appartenant à un type extrême dans l'une ou l'autre catégorie. C'est pourquoi l'interprétation de l'axe 1 ne sera pas faite en termes de gradient, mais d'opposition entre deux pôles, que l'on pourrait appeler pôle acidophile et pôle calcicole, par analogie avec les termes communément utilisés par les botanistes (BOURNERIAS, 1979).

L'axe 2 n'a pas été conservé pour l'interprétation. Il correspond aux humus des pélosols (hydro-mulls à imbibition capillaire (DUCHAUFOUR, 1977)) sans que la convergence avec les humus acides hydromorphes apparaisse. Ceci est réalisé par contre le

TABLEAU I. — *Liste des espèces de collemboles ayant participé à l'analyse (espèces présentes dans au moins 5 prélèvements).*

ACA	Arrhopalites caecus (Tüllberg 1871)
AFU	Allacma fusca (Linné 1758)
AGA	Allacma gallica (Carl 1899)
ASA	Anurida sensillata Gisin 1953
ASE	Arrhopalites sericus Gisin 1947
CDE	Ceratophysella denticulata (Bagnall 1941)
DFL	Deuterosminthurus flavus (Gisin 1946)
DFU	Dicyrtoma fusca (Lucas 1842)
DMI	Dicyrtomina groupe minuta-ornata-saundersi
ENI	Entomobrya nivalis (Linné 1758)
FWI	Friesea groupe mirabilis-claviseta
FPA	Folsomides parvulus Stach 1922
FPE	Folsomia penicula Bagnall 1939
FQU	Folsomia groupe quadrioculata-nana-manolachei
FTR	Friesea truncata Cassagnau 1958
HMA	Heteromurus major (Moniez 1889)
HNI	Heteromurus nitidus (Templeton 1835)
IMI	Isotomiella minor (Schäffer 1896)
IPA	Isotomurus palustris (Müller 1776)
ISP	Isotomodes sp.
KBU	Kalaphorura burmeisteri (Lubbock 1873)
LCU	Lepidocyrtus curvicollis Bourlet 1839
LLA	Lepidocyrtus lanuginosus (Gmelin 1788)
LLI	Lepidocyrtus lignorum Fabricius 1775
LLU	Lipothrix lubbocki (Tüllberg 1872)
MBE	Mesaphorura betschi Rusek 1979
MGR	Monobella grassei (Denis 1923)
MIN	Megalothorax incertus Börner 1903
MIT	Mesaphorura italica (Rusek 1971)
MKR	Mesaphorura krausbaueri Börner 1901
MMA	Mesaphorura macrochaeta Rusek 1976
MMI	Megalothorax minimus Willem 1900
MPY	Micranurida pygmaea Börner 1901
MSY	Mesaphorura sylvatica (Rusek 1971)
MYO	Mesaphorura yosii (Rusek 1967)
NMU	Neanura muscorum (Templeton 1835)
OCI	Orchesella cincta (Linné 1758)
OJU	Onychiurus jubilarius Gisin 1957
OPS	Onychiurus pseudogranulosus Gisin 1951
OVI	Orchesella villosa (Geoffroy 1764)
PAL	Pseudosinella alba (Packard 1873)
PCA	Paratullbergia callipygos (Börner 1902)
PDE	Pseudosinella decipiens Denis 1924
PMI	Proisotoma minima (Absolon 1901)
PNO	Parisotoma notabilis (Schäffer 1896)
POG	Pogonognathellus groupe flavescens-longicornis
PPA	Pseudachorutes parvulus Börner 1901
PSP	genre Protaphorura
PTE	Pseudosinella groupe terricola-mauli
SAU	Sminthurinus aureus (Lubbock 1862)
SDE	Stenaphorura denisi Bagnall 1935
SPA	Sminthurides parvulus (Krausbauer 1898)
SPU	Sphaeridia pumilis (Krausbaueri 1898)
SSC	Sminthurides schoetti (Axelson 1903)
SSI	Sminthurinus signatus (Krausbaueri 1898)
TBO	Tomocerus botanicus Cassagnau 1962
TMI	Tomocerus minor (Lubbock 1862)
VAR	Vertagopus arboreus (Linné 1785)
WAN	Willemia anophthalma Börner 1901
WBU	Willemia buddenbrocki Hüther 1959
WIN	Willemia intermedia Mills 1934
WPO	Wankeliella pongei Rusek 1978
XGR	Xenylla grisea Axelson 1900
XTU	Xenylla tullbergi Börner 1903

TABLEAU II. — *Ensembles caractéristiques des peuplements de collemboles dans les humus forestiers. Espèces classées dans l'ordre décroissant de la valeur indicatrice.*

MULLS A pH ≥ 5	HYDRO-MULLS
Folsomia penicula	Sminthurides schoetti
Onychiurus jubilarius	Sminthurides parvulus
Mesaphorura italica	Lepidocyrtus lignorum
Wankeliella pongei	Isotomurus palustris
Kalaphorura burmeisteri	Tomocerus minor
Stenaphorura denisi	Sminthurinus aureus
Anurida sensillata	
Tomocerus botanicus	
Heteromurus nitidus	
Pseudosinella alba	
Onychiurus pseudogranulosus	
Friesea truncata	
Monobella grassei	
Megalothorax incertus	
Pseudosinella decipiens	
Folsomides parvulus	
Arrhopalites caecus	
Mesaphorura sylvatica	
Willemia buddenbrocki	
MORS, DYSMODERS, MULLS-MODERS, MODERS, MULLS pH < 5	**HYDRO-MORS, HYDRO-MODERS**
Sminthurinus signatus	Willemia anophtalma
Micranurida pygmaea	Mesaphorura yosii
Proisotoma minima	genre Protaphorura
Pseudosinella groupe terricola-mauli	
Sphaeridia pumilis	
Lipothrix lubbocki	
Allacma gallica	
Parisotoma notabilis	
Entomobrya nivalis	
Lepidocyrtus lanuginosus	
Vertagopus arboreus	
Friesea groupe mirabilis-claviseta	
Pogonognathellus groupe flavescens-longicornis	
Arrhopalites sericus	
Isotomodes sp.	
Xenylla tullbergi	

long de l'axe 3, c'est pourquoi le plan des axes 1 et 3 a été choisi pour représenter l'essentiel de l'information qualitative contenue dans les données. Les autres axes ne sont pas interprétables en termes de facteurs aisément reconnaissables. Dans chacun des groupes isolés par l'axe 1 on peut distinguer, le long de l'axe 3, des variantes hydromorphes. Dans le cas de la variante hydromorphe acide, des humus ne présentant pas de caractères hydromorphes sont éloignés de l'origine le long de la branche correspondant à l'hydromorphie. Il semble en effet qu'il existe une forte analogie entre certains humus à fort développement de la couche *H* (mors, dysmoders) et les humus acides hydromorphes (hydro-mors, hydro-moders) du point de vue de la composition spécifique, au point que l'on pourrait presque considérer *Willemia anophthalma* (*WAN*) et *Mesaphorura yosii* (*MYO*) comme des caractéristiques différentielles des mors et dysmoders, comme cela avait été suggéré dans un travail précédent (PONGE & PRAT, 1982), mais ce phénomène n'est pas constant. Il n'a pas paru utile de séparer les mors et dysmoders des moders proprement dits car il n'est pas possible d'établir avec certitude une composition spécifique de mor ou de dysmoder distincte de celle d'un moder. Il convient seulement de remarquer que dans les humus à couche *H* épaisse, on trouve souvent des populations importantes de *Mesaphorura yosii* (*MYO*) et *Willemia anophthalma* (*WAN*), comme dans les humus hydromorphes acides.

Le tableau II présente les ensembles caractéristiques correspondant à chacun des deux grands groupes d'humus (limite à pH 5), avec les ensembles caractéristiques différentiels des variantes hydromorphes. L'ordre dans lequel sont citées les espèces correspond à un éloignement de moins en moins grand par rapport à l'origine, c'est-à-dire *a priori* à une valeur indicatrice de moins en moins grande, mais on doit garder présent à l'esprit qu'il s'agit de caractériser les humus à l'aide d'un ensemble d'espèces. Sinon, comme en botanique, on risque de graves déboires à vouloir utiliser une ou deux espèces seulement.

Dans l'étude des espèces il sera fait mention de considérations relatives à des facteurs écologiques non étudiés ici, tels que la profondeur, l'humidité, etc. Toutes ces notations sur l'écologie des espèces sont tirées du travail de biocénotique effectué en forêt de Sénart et déjà cité (PONGE, 1980).

A. — *Étude des humus à pH ⩾ 5*

On notera que les espèces typiques sont toutes des espèces édaphiques, sauf dans la variante hydromorphe, où ce sont au contraire des espèces de surface. Les mulls considérés ici (du moins dans les sites prospectés, qui sont, il faut le signaler, des forêts humides) possèdent toujours, en surface, des espèces qui sont en réalité des hygrophiles : *Tomocerus minor* (*TMI*), *Isotomurus palustris* (*IPA*), *Tomocerus botanicus* (*TBO*), *Sminthurinus aureus* (*SAU*) sont présents, ne serait-ce qu'en petit nombre, même sur des mulls apparemment « secs ».

De même, *Arrhopalites caecus* (*ACA*) et *Friesea truncata* (*FTR*) considérées dans le travail de 1980 comme typiques des accumulations de matière organique en milieu humide, sont associées ici à l'ensemble des mulls à pH ⩾ 5, où elles vivent en profondeur.

Isotomiella minor (*IMI*), bien qu'étant non typique de ce type d'humus, lui est cependant associée dans l'analyse. Ceci indique que cette espèce édaphique s'y développe en plus grand nombre que dans les humus acides.

Le cas de *Tomocerus minor* (*TMI*), hygrophile, est également à considérer à part.

Le point relatif à cette espèce est déplacé vers la branche correspondant à l'hydromorphie acide. Il s'agit en fait d'une espèce présente également à la surface des sols acides, mais uniquement lorsqu'ils sont fortement mouillés (moliniaies, bords de mares et de fossés, tourbières). Cette convergence a lieu également pour *Isotomurus palustris* (*IPA*), *Sminthurides parvulus* (*SPA*), *Sminthurides schoetti* (*SSC*) et *Lepidocyrtus lignorum* (*LLI*), cependant ces espèces sont des habitants fréquents des mulls, même non gorgés d'eau, alors qu'elles ne sont pas présentes normalement dans les humus acides.

B. — *Étude des humus acides*

La position de *Parisotoma notabilis* (*PNO*), espèce considérée comme eurytope relativement au type de sol dans le travail de 1980, peut sembler curieuse. Il s'agit en fait, comme *Isotomiella minor* (*IMI*), d'une espèce présente partout, mais en beaucoup plus grand nombre dans les humus acides. Ceci est probablement dû à une épaisseur plus grande des couches de litière, puisqu'il ne s'agit pas, contrairement à *Isotomiella minor* (*IMI*), d'une espèce de profondeur. De même s'explique probablement ainsi la fréquence dans les litières acides de corticoles telles que *Vertagopus arboreus* (*VAR*) ou *Xenylla tullbergi* (*XTU*).

Une branche correspondant aux espèces de surface ou épigées telles que *Sminthurinus signatus* (*SSI*), *Sphaeridia pumilis* (*SPU*), *Lipothrix lubbocki* (*LLU*), *Allacma gallica* (*AGA*), *Lepidocyrtus lanuginosus* (*LLA*) renferme un certain nombre de relevés en position nettement acide. Il s'agit d'humus à fort développement des couches *L* et *F* (mulls-moders). Ces espèces trouvent donc là un biotope particulièrement favorable.

La variante hydromorphe est caractérisée, contrairement à celle des mulls à pH $\geqslant$ 5, par des espèces strictement édaphiques. Comme ceci avait été précisé dans un travail précédent (PONGE & PRAT, 1982), il faut rappeler qu'en forêt de Sénart (et probablement aussi en forêt d'Orléans, bien qu'affirmer cela nécessiterait un plus grand nombre d'observations) la formation des humus les plus acides (mors, moders) est tout à fait liée à l'hydromorphie, l'humus « normal » en quelque sorte, sur les sols décalcifiés, étant le mull acide, avec une couche *F* plus ou moins épaisse mais sans formation de couche *H*. De même, au niveau de la végétation, le groupement végétal sur sols acides est la chênaie mésotrophe, avec des espèces d'humus doux (*Hedera helix*, *Endymion nutans*, etc.) et sa dégradation hydromorphe la chênaie oligotrophe à molinie. La chênaie oligotrophe « sèche » semble peu représentée sur ces terrains. Les humus les plus acides, et par conséquent aussi les espèces les plus acidophiles, sont donc presque toujours associés à l'hydromorphie, temporaire (pseudo-gleys) ou permanente (gleys). Ces phénomènes ont été particulièrement bien étudiés en Lorraine par BECKER (1972).

HYPOTHÈSES EXPLICATIVES

Il est possible, à la lumière des résultats de cette analyse et des travaux expérimentaux de différents chercheurs, d'établir des hypothèses de travail pour une étude débouchant sur un certain degré d'explication des phénomènes mis ici en évidence.

En ce qui concerne l'opposition entre les espèces calcicoles et les espèces acidophiles, il est intéressant de confronter les travaux expérimentaux de RUPPEL (1953), MOURSI (1962) et ZINKLER (1966) sur la résistance de certaines espèces de collemboles à des doses croissantes de CO_2 et ce que l'on sait sur l'atmosphère des sols forestiers,

calcaires ou acides (VERDIER, 1975). Si l'on examine les listes d'espèces étudiées par les trois auteurs cités ci-dessus et qu'on les compare aux résultats de l'étude présente, on constate des coïncidences troublantes. Chez RUPPEL (1953), *Tomocerus vulgaris* (appelé ici *T. botanicus* (*TBO*)) ne résiste pas à des teneurs en CO_2 supérieures à 2 %, alors que *Onychiurus armatus* (appartenant au groupe d'espèces formant actuellement le genre *Protaphorura* (*PSP*)) résiste à des teneurs de 35 %. Chez MOURSI (1962), *Onychiurus granulosus* (espèce voisine de *Onychiurus pseudogranulosus* (*OPS*)) a une tolérance très faible aux teneurs même peu élevées en CO_2 (concentration létale 1,7 %). Chez ZINKLER (1966), *Tomocerus vulgaris (T. botanicus (TBO))* a un comportement semblable (dose létale 5 %, un peu plus élevée que dans les expériences de RUPPEL), alors qu'au contraire *Onychiurus fimatus* (genre *Protaphorura* (*PSP*)) supporte des teneurs de 20 %. Or *Onychiurus pseudogranulosus* (*OPS*) et *Tomocerus botanicus* (*TBO*) sont deux espèces calcicoles, alors que le genre *Protaphorura* est nettement acidophile. Les études de VERDIER (1975) ayant montré le pouvoir tampon du carbonate de Ca en excès sur les variations de la teneur en CO_2 de l'atmosphère du sol, il est possible d'établir comme hypothèse de travail que les espèces acidophiles sont des espèces résistant aux décharges de CO_2 non tamponnées existant dans les humus les plus acides (VERDIER, 1975). Les espèces calcicoles seraient alors des espèces plus exigeantes, ne supportant que des atmosphères tamponnées telles qu'on les trouve dans les sols à teneur suffisante en carbonate de Ca. Une étude expérimentale sur ce sujet sera entreprise prochainement.

L'acidité n'aurait alors aucune influence directe sur les animaux et ne donnerait qu'une indication sur la pression d'équilibre du CO_2 dans un sol donné. Or, les études de MERTENS (1975) sur *Orchesella villosa* semblent démontrer que l'acidité (obtenue par des solutions-tampon de pH croissant) agit directement sur le comportement de fuite de cette espèce. Il est cependant tout à fait possible que, d'un groupe à l'autre, ce ne soient pas les mêmes facteurs qui agissent.

Les réflexions de VANNIER (1983) sur les courbes d'échange O_2-CO_2 dans différents milieux physiques poreux (sols), liquides (eau distillée) ou gazeux (air) suggèrent une forte analogie entre les sols acides et l'air (pas de pouvoir tampon), alors que les sols calcaires seraient beaucoup plus proches des milieux aquatiques (le carbonate de Ca remplaçant le pouvoir solubilisant et ionisant de l'eau vis-à-vis du CO_2). Cette analogie avec les milieux aquatiques doit ici être soulignée car il est curieux de constater l'abondance des espèces hygrophiles épigées (*Isotomurus palustris* (*IPA*), *Tomocerus minor* (*TMI*), *Lepidocyrtus lignorum* (*LLI*) ou endogées (*Friesea truncata* (*FTR*), *Arrhopalites caecus* (*ACA*)) dans les sols calcaires.

CONCLUSIONS

Les résultats de ce travail confirment nettement l'analyse de 1980 (où l'axe 5 correspondait au type de sol), à l'exception de quelques espèces, telles *Mesaphorura krausbaueri* (*MKR*), ou *Xenylla grisea* (*XGR*), qui viennent maintenant en position légèrement acidophile, au milieu des mulls acides. Ceci est dû à l'enrichissement de l'échantillonnage en humus intermédiaires, qui montre que ces deux espèces peuvent très bien cohabiter avec une faune typiquement acidophile (*Micranurida pygmaea* (*MPY*), *Pseudosinella* groupe *terricola-mauli* (*PTE*), par exemple). Mieux définir faunistiquement ces mulls acides est un objectif qu'il serait bon d'atteindre par la suite grâce aux même méthodes. Ces humus sont intéressants à cerner car ils représentent en quelque sorte le but vers lequel tendre lorsque l'on se propose d'améliorer

une pratique sylvicole sur des sols dits « fragiles » (sableux). En effet, tout en conservant les propriétés acides de la roche mère, ils constituent un mode d'incorporation biologique de la matière organique, avec remontées organo-minérales, qui freine considérablement les processus de lessivage et empêche la podzolisation.

Un autre résultat important de ce travail, déjà implicite dans celui de 1980 et confirmé par la suite, est l'indépendance entre le peuplement de collemboles d'un sol forestier et le peuplement arboré correspondant. Les mors et moders, qu'ils soient sous feuillus ou sous résineux, ont la même composition spécifique. Cela ne veut pas dire pour autant que le sol soit indifférent à la litière qu'il reçoit, bien évidemment. Mais la relation avec la faune est indirecte et passe obligatoirement par une relation avec le type d'humus.

Remarques : voici la concordance entre la nomenclature utilisée dans le présent travail (premier terme) et celle de 1980 (second terme) : *Folsomides parvulus = Folsomides parvus; Kalaphorura burmeisteri = Protaphorura burmeisteri; Monobella grassei = Bilobella grassei; Parisotoma notabilis = Isotoma notabilis.*

BIBLIOGRAPHIE

ARPIN P., 1979. — Écologie et systématique des nématodes Mononchides des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I. Types de sol et groupements spécifiques. *Revue Nématol.*, **2**, 211-221.

ARPIN P., KILBERTUS G., PONGE J.-F. & VANNIER G., 1980. — Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In : P. PESSON, éd., *Actualités d'écologie forestière*, Gauthier-Villars, Paris, 87-150.

BABEL U., 1971. — Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma*, **5**, 297-324.

BACHELIER G. & COMBEAU A., 1971. — Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré. In : *Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré.* Éditions du C. N. R. S., Paris, 185-253.

BECKER M., 1972. — Étude des relations sol-végétation en condition d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine. *Ann. Sc. forest.*, **30**, 143-182.

BOURNERIAS M., 1979. — *Guide des groupements végétaux de la région parisienne.* SEDES, Paris, 509 p.

BRAUN-BLANQUET J., 1967. — La chênaie acidophile ibéro-atlantique *(Quercion occidentale)* en Sologne. *Anales de Edafologia y Agrobiologia*, Madrid, 53-87.

BRUN J.-J., 1978. — *Étude de quelques humus forestiers aérés acides de l'est de la France. Critères analytiques. Classification morphogénétique.* Thèse de Doctorat de 3e cycle. Université de Nancy I, 137 p.

DUCHAUFOUR P., 1977. — *Pédologie.* I. *Pédogénèse et classification.* Masson, Paris, 477 p.

DUCHAUFOUR P., 1980. — Écologie de l'humidification et pédogénèse des sols forestiers. In : P. PESSON, éd., *Actualités d'écologie forestière.* Gauthier-Villars, Paris, 177-203.

GISIN H., 1943. — Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. suisse Zool.*, **50**, 131-224.

GISIN H., 1947. — Analyses et synthèses biocénotiques. *Archives des Sciences physiques et naturelles*, **29**, 42-75.

GISIN H., 1948. — Études écologiques sur les collemboles épigés. *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft*, **21**, 485-515.

GISIN H., 1951. — La biocénotique. *Ann. Biol.*, **27**, 81-88.

GUILLE A. & PONGE J.-F., 1975. — Application de l'analyse des correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française. *Ann. Inst. océanogr.*, **51**, 223-235.

HESSELMANN H., 1926. — Studier över barrskogens humustäcke. *Meddel. Stat. Skogsförsöksanst.*, **22**, 169-552.

KUBIENA W. L., 1953. — *The soils of Europe.* Murby and Co., London, 318 p.

LEBART L., MORINEAU A. & FENELON J.-P., 1979. — *Traitement des données statistiques, méthodes et programmes*. Dunod, Paris, 513 p.

MERTENS J., 1975. — L'influence du facteur pH sur le comportement de *Orchesella villosa* (Geoffroy, 1764) (Collembola, Insecta). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **105**, 43-50.

MOURSI A. A., 1962. — The lethal doses of CO_2, N_2, NH_3 and H_2S for soil Arthropoda. *Pedobiologia*, **2**, 9-14.

PONGE J.-F., 1973. — Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude des variations annuelles dans les populations de microarthropodes. *Bull. Écol.*, **4**, 319-327.

PONGE J.-F., 1980. — Les biocénoses des collemboles de la forêt de Sénart. In : P. PESSON, éd., *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 151-176.

PONGE J.-F. & PRAT B., 1982. — Les collemboles, indicateurs du mode d'humidification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés : résultats obtenus en forêt d'Orléans. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **19**, 237-250.

POURSIN J.-M. & PONGE J.-F., 1982. — Comparaison de trois types de peuplements forestiers (feuillu, mixte, résineux) à l'aide de la mésofaune du sol (collemboles et oribates). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **294**, 1021-1024.

RUPPEL H., 1953. — Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen. *Zool. Jahrb.*, **64**, 429-469.

VANNIER G., 1983. — The importance of ecophysiology for both biotic and abiotic studies of the soil. In: P. LEBRUN, ed., *New trends in Soil Biology*. Université catholique de Louvain, Belgique, 289-314.

VERDIER B., 1975. — Étude de l'atmosphère du sol. Éléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzologique. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **12**, 591-626.

WAUTHY G., 1981. — Synecology of forest soil oribatid mites of Belgium (Acari, Oribatida). II. Zoosociological uniformity. *Acta Œcologica Œcol. Gener.*, **2**, 31-47.

ZINKLER D., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, **52**, 99-144.

ANNEXE

Liste des prélèvements effectués

(*N. I.* = nombre d'individus; *N. E.* = nombre d'espèces).

N°	FORET	PARC.	DATE	GROUPEMENT	LITIERE	HUMUS	TYPE SOL	PH	N.I.	N.E.
I	Sénart	I6	II/73	chênaie oligotrophe à molinie	chêne bouleau molinie	hydro-mor	stagno-gley	4,5	398	20
2	"	I5	I/74	pinède 30 ans	pin sylvestre	mull-moder	sol brun lessivé	4	259I	I6
3	"	Bois de la Tour	7/74	chênaie-charmaie	chêne charme	hydro-mull	pélosol	6	I67	I5
4	"	55	"	chênaie mésotrophe	chêne tilleul	mull acide	sol brun lessivé	4	475	I4
5	"	III	"	chênaie oligotrophe	chêne	moder	sol lessivé acide	< 4	70I	I5
6	"	59	I0/74	chênaie-charmaie	tilleul	hydro-mull calcique	pélosol	7	69	I3
7	"	"	"	chênaie mésotrophe	chêne tilleul bouleau	hydro-mull	"	5	77	I0
8	"	II4	I2/74	chênaie-charmaie	chêne bouleau orme	mull eutrophe	sol brun	6	202	I6
9	"	II6	2/75	chênaie oligotrophe	chataignier chêne	mull-moder	sol brun lessivé	4	482	I0
I0	"	"	"	"	chêne fougère aigle	dys-moder	sol lessivé acide	< 4	268	I8
II	"	"	3/75	"	"	"	"	"	575	I7
I2	"	77	"	"	chêne	moder	"	"	376	I6
I3	"	II5	4/75	bétulaie	bouleau ronce	mull-moder	sol brun lessivé	4	583	"
I4	"	I23	"	chênaie mésotrophe	chêne	mull acide	"	4,5	54I	I4
I5	"	76	7/75	chênaie oligotrophe à molinie	chêne	hydro-moder	stagno-gley	5	353	23

N°	FORET	PARC.	DATE	GROUPEMENT	LITIERE	HUMUS	TYPE SOL	PH	N.I.	N.E.
I6	Sénart	8I	7/75	callune s/s chênaie oligotrophe	callune chêne	mor	sol lessivé acide	<4	245	22
I7	"	23	"	chênaie mésotrophe	chêne	mull-moder	sol brun lessivé	4,5	524	I8
I8	"	35	3/76	chênaie-charmaie	chêne charme	hydro-mull	pélosol	5	955	2I
I9	"	Bois près n° 7	I2/76	"	chêne charme	mull calcique	sol brun calcaire	7,5	II93	32
20	"	"	"	"	"	mull mésotrophe	sol brun	5	2I24	3I
2I	"	I07	I/77	source ds chênaie pubescente	chêne prunier brachyp.	hydro-mull calcique	pélosol	8,5	556	23
22	"	I36	4/77	chênaie mésotrophe	chêne bouleau fougère aigle	mull-moder	sol brun lessivé	4,5	I30I	I9
23	"	4	"	ormaie rudérale	chêne ortie	mull calcaire	rendzine noire	8	440	26
24	"	"	"	chênaie mésotrophe antropisée	chêne sureau noisetier	mull acide	sol brun lessivé	4,5	720	2I
25	"	I32	8/77	chênaie-frênaie calcicole	chêne noisetier tilleul érable champêtre	mull calcaire	rendzine noire	8,5	869	25
26	"	"	"	"	chêne frêne tilleul mercur.	"	"	"	452	23
27	Parc du Labor.		I/77	chênaie-charmaie	charme chêne érable champêtre	mull calcique	sol brun calcaire	7,4	272	"
28	"		3/77	"	"	"	"	"	465	22
29	"		5/77	"	"	"	"	"	278	25
30	"		7/77	"	"	"	"	"	542	30
3I	"		9/77	"	"	"	"	"	454	24

N°	FORET	PARC.	DATE	GROUPEMENT	LITIERE	HUMUS	TYPE SOL	PH	N.I.	N.E.
32	Parc du Labor.		II/77	chênaie-charmaie	charme chêne érable champêtre	mull calcique	sol brun calcaire	7,4	484	26
33	"		I/78	"	"	"	"	"	524	23
34	"		3/78	"	"	"	"	"	364	28
35	"		5/78	"	"	"	"	"	389	23
36	"		7/78	"	"	"	"	"	823	27
37	"		9/78	"	"	"	"	"	776	23
38	"		II/78	"	"	"	"	"	489	27
39	"		I/79	"	"	"	"	"	29I	26
40	"		3/79	"	"	"	"	"	4I4	I9
4I	"		5/79	"	"	"	"	"	593	28
42	"		7/79	"	"	"	"	"	I39I	34
43	"		9/79	"	"	"	"	"	538	24
44	"		II/79	"	"	"	"	"	504	25
45	"		I/80	"	"	"	"	"	362	24
46	"		3/80	"	"	"	"	"	44I	"
47	Orléans	696	II/79	chênaie mésotrophe	chêne	mull acide	sol brun lessivé	3,9	2I8	I6
48	"	"	I/80	"	"	"	"	"	250	I0
49	"	"	3/80	"	"	"	"	"	I23	I3
50	"	"	5/80	"	"	"	"	"	354	I8
5I	"	"	7/80	"	"	"	"	"	305	27
52	"	"	9/80	"	"	"	"	"	I03	I8
53	"	"	II/80	"	"	"	"	"	307	I7
54	"	"	I/8I	"	"	"	"	"	264	I6
55	"	740	II/79	chênaie oligotrophe mélangée pin sylv.	chêne pin sylv.	mull-moder	sol lessivé acide	3,7	322	I9
56	"	"	I/80	"	"	"	"	"	287	I4

N°	FORET	PARC.	DATE	GROUPEMENT	LITIERE	HUMUS	TYPE SOL	PH	N.I.	N.E.
57	Orléans	740	3/80	chênaie oligotrophe mélangée pin sylv.	chêne pin sylv.	mull-moder	sol lessivé acide	3,7	I77	I6
58	"	"	5/80	"	"	"	"	"	203	I8
59	"	"	7/80	"	"	"	"	"	329	"
60	"	"	9/80	"	"	"	"	"	4I8	2I
6I	"	"	II/80	"	"	"	"	"	246	I6
62	"	"	I/8I	"	"	"	"	"	392	I8
63	"	"	II/79	pinède 35 ans à molinie	pin sylvestre	dys-moder	pseudo-gley	3,2	28[illegible]	22
64	"	"	I/80	"	"	"	"	"	304	I4
65	"	"	3/80	"	"	"	"	"	374	I6
66	"	"	5/80	"	"	"	"	"	I88	I7
67	"	"	7/80	"	"	"	"	"	247	I9
68	"	"	9/80	"	"	"	"	"	363	"
69	"	"	II/80	"	"	"	"	"	246	20
70	"	"	I/8I	"	"	"	"	"	439	I5
7I	"	92I	6/8I	chênaie mésotrophe	chêne	mull acide	sol brun lessivé	4,5	I47	"
72	"	929	"	chênaie mésotrophe mélangée pin sylv.	chêne pin sylv.	mull acide	"	"	I36	I4
73	"	875	"	chênaie mésotrophe	chêne charme	moder	sol lessivé acide	4,0	I77	"
74	"	58I	"	pinède I00 ans à molinie	pin sylvestre	mor	"	3,6	I53	I8
75	"	"	II/8I	"	"	"	"	"	I68	"
76	"	"	"	"	"	"	"	"	I52	I2
77	"	"	II/82	"	"	"	"	"	I75	I7

N°	FORET	PARC.	DATE	GROUPEMENT	LITIERE	HUMUS	TYPE SOL	PH	N.I.	N.E.
78	Orléans	55I	6/8I	chênaie oligotrophe à molinie mélangée pin sylv.	chêne pin sylv. alisier terminal	moder	pseudo-gley	4,0	285	I8
79	"	853	"	pinède I00 ans	pin sylv. charme	dys-moder	sol lessivé acide	3,8	I2I	I4
80	"	802	"	pinède 90 ans	"	"	"	4,I	653	I9
8I	"	"	"	chênaie mésotrophe	charme chêne	mull acide	sol brun lessivé	4,2	I84	I8
82	"	"	II/8I	"	"	"	"	"	252	I3
83	"	"	"	"	"	"	"	"	4I4	"
84	"	"	II/82	"	"	"	"	"	377	24
85	"	862	6/8I	pinède 80 ans	charme pin sylv.	mull-moder	"	4,6	I75	I8
86	"	864	"	hêtraie-chênaie acidophile	chêne charme	mull mésotrophe	"	5,7	263	22
87	"	696	"	chênaie mésotrophe mélangée pin sylv.	chêne pin sylv.	mull-moder	sol lessivé acide	4,I	II4	I3
88	Sénart	I27	"	chênaie-charmaie	chêne tilleul	mull mésotrophe	sol brun lessivé	5,6	8I4	32
89	"	"	"	"	"	mull eutrophe	sol brun	6,7	I248	"
90	"	"	"	hêtraie-chênaie acidophile	"	mull acide	sol brun lessivé	4,3	I6II	27
9I	"	"	"	chênaie oligotrophe	chêne	moder	sol lessivé acide	3,9	52I9	2I
92	"	I25	"	chênaie-charmaie	chêne	hydro-mull calcaire	pélosol	7,3	347	29
93	"	I24	"	chênaie oligotrophe	chêne	dys-moder	sol lessivé acide	4,3	860	2I
94	"	"	"	"	chêne ronce	mull-moder	sol lessivé acide	4,5	497	"